

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ТРЕМАТОД ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

И. А. Хотеновский

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В работе рассмотрены вопросы эволюции питания и особенностей хозяино-паразитных отношений у трематод семейств *Lecithodendriidae*, *Plagiorchiidae* и *Pleurogenidae*, паразитирующих в кишечнике у летучих мышей.

Материалом для настоящей работы послужили наши наблюдения над трематодами родов *Parabascus* (семейство *Pleurogenidae*), *Acanthatrium*, *Lecithodendrium*, *Prosthodendrium* (семейство *Lecithodendriidae*) и *Plagiorchis* (семейство *Plagiorchiidae*), собранными из летучих мышей (*Myotis dasycneme*, *M. daubentoni*, *M. mystacinus*), добытых в Ленинградской области.

Летучие мыши — один из интереснейших и удобных объектов для изучения эволюции паразитов и хозяино-паразитных отношений. Они представляют собой весьма своеобразную группу млекопитающих, резко отделенную от других представителей этого класса. Собственно летучие мыши (*Microchiroptera*) известны уже из эоцена и плейстоцена, а представители ныне существующих родов — *Rhinolophus* — из эоцена и олигоцена, *Myotis* — из олигоцена и миоцена. В связи с особенностями биологии и экологии летучих мышей их кишечник стал очень коротким, но незначительная длина его компенсируется сильной складчатостью внутренней поверхности. Гистологически и функционально тонкие и толстые кишки почти не различаются, но процесс пищеварения в тонких кишках идет несколько более интенсивно, чем в толстых (Кузякин, 1950).

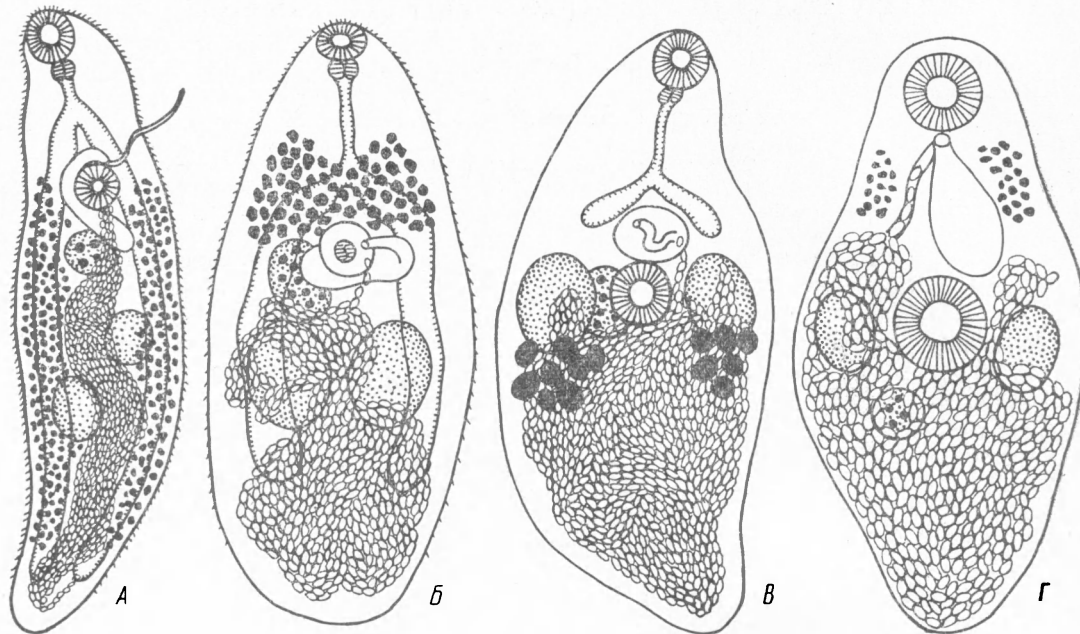
Питаюсь главным образом летающими насекомыми, в сумеречное и ночное время летучие мыши имеют конкурентов в питании лишь среди козодоев. Однако, несмотря на то что они поедают одних и тех же промежуточных хозяев, общие виды трематод у них отсутствуют. Не встречаются (за очень редким исключением) экто- и эндопаразиты летучих мышей и у других позвоночных. Вероятно, это связано с давностью происхождения и особенностями биологии этих зверьков.

Из перечисленных трематод летучих мышей виды рода *Plagiorchis* характеризуются наличием многочисленных хорошо развитых кутикулярных шипиков, длинными почти достигающими заднего конца тела ветвями кишечника, хорошо развитыми половой бурсой и циррусом, сильно развитыми желточниками и относительно слабо развитой маткой. Длина тела плагиорхид достигает в среднем 1.5—4.0 мм. Взрослые плагиорхиды обитают в задней части кишечника летучих мышей, где питаются кровью хозяина, почти всегда наблюдавшейся нами в кишечнике живых червей.

Для видов рода *Parabascus* характерно наличие многочисленных кутикулярных шипиков, наиболее сильно развитых в передней части тела; ветвей кишечника, оканчивающихся в средней трети или третьей четверти длины тела; хорошо выраженной бурсой со слабо развитым циррусом; желточников, лежащих в передней части тела, и хорошо развитой матки. В кишечнике у живых червей почти всегда содержалась свежая кровь.

Представители родов *Acanthatrium*, *Prosthodendrium* и *Lecithodendrium* характеризуются отсутствием кутикулярного вооружения (у *Acanthatrium* шипики сохранились только в половом атриуме); ветвями кишечника, едва достигающими уровня брюшной присоски; отсутствием половой бурсы и цирруса; слабо развитыми желточниками и очень сильно развитой маткой. Кишечник этих трематод, по нашим наблюдениям, никогда не имел содержимого. Длина тела плеурогенид и лецитодендриид достигает в среднем 0.8—1.5 мм. Место их обитания — передняя и средняя части кишечника летучих мышей.

Исследуемые здесь семейства имеют общих плагиорхоидных предков. По этой причине, а также учитывая степень развития их пищеварительной системы трематод можно расположить в следующем морфолого-эволюцион-



Морфолого-анатомические особенности представителей различных семейств трематод летучих мышей.

A — *Plagiorchis vespertilionis* (*Plagiorchiidae*); B — *Parabascus lepidotus* (*Pleurogenidae*); B — *Lecithodendrium linstovi* (*Lecithodendriidae*); Г — *Edcaballerotrema littiputianum* (*Anenterotrematidae*).

ном ряду: *Plagiorchiidae*—*Pleurogenidae*—*Lecithodendriidae* (см. рисунок). Этот ряд характеризуется постепенным уменьшением размеров тела червей, редукцией кутикулярных шипиков, ветвей кишечника, бурсы, цирруса и желточников и возрастающей степенью развития матки.

Крупные размеры тела плагиорхид позволяют им локализоваться только в просвете кишечника хозяина, где они подвергаются выталкиванию пищевыми массами, что вынуждает этих сосальщиков к более прочному прикреплению к стенкам кишечника. Пища в задней части кишечника, где обитают плагиорхиды, уже значительно переварена, а это в свою очередь вынуждает их к питанию кровью хозяина.

Уменьшение размеров тела плеурогенид и лецитодендриид позволяет им локализоваться в складках слизистой передней и средней частей кишечника летучих мышей, т. е. там, где идет наиболее интенсивное пищеварение. Этим обеспечивается контакт всей поверхности тела этих сосальщиков с полупереваренной пищей хозяина. В литературе имеются данные о наличии у различных трематод питания через поверхность тела. Видимо, этот путь питания имеется и у трематод летучих мышей, но выражен он у них в различной степени. Плагиорхиды питаются в основном кровью хозяина, у плеурогенид также преобладает питание кровью, тогда как у лецитодендриид, вероятно, питание идет главным образом эндоосмотиче-

ским путем, с чем связана и редукция их кишечника, наиболее сильно выраженная у представителей рода *Lecithodendrium*. В пользу этого предположения о питании лецитодендриид говорит отсутствие содержимого в их кишечнике. К аналогичным выводам пришла Гинецинская (1968). Также в пользу этого предположения говорит отмеченная Линстовым (Linstow, 1884) и неоднократно наблюдавшаяся нами способность некоторых лецитодендриид (особенно распространенная среди представителей рода *Lecithodendrium*) втягивать внутрь тела свой передний конец так, что ротовая присоска бывает видна позади брюшной. Естественно, что при таком положении переднего конца тела сосальщика функционирование его кишечника полностью исключается. Следует оговориться, что этот факт мы наблюдали только на фиксированных червях и нельзя исключать того, что такое положение тела явилось следствием действия фиксатора.

Еще дальше, в редукции пищеварительной системы, пошли трематоды семейства *Anenterotrematidae*, также паразитирующие в передней части кишечника летучих мышей Центральной и Южной Америки, у которых пищеварительная система полностью утрачена и, следовательно, для них остается единственный путь питания через поверхность тела. Гинецинская (1968) отмечает для спороцист, лишенных пищеварительной системы, наличие на их поверхности многочисленных микроворсинок, напоминающих щеточную кайму кишечного эпителия позвоночных животных. Аналогичные образования были обнаружены и у лишенных пищеварительной системы цестод. Рассматривая вопрос о пристеночном пищеварении, Уголев (1963) говорит, что микроворсинки не только увеличивают во много раз всасывающую поверхность кишечника, но и обеспечивают путем гидролиза сам процесс пищеварения. Вероятно, какие-то морфологические особенности строения покровов имеются и у рассматриваемых трематод, но, к сожалению, мы не имели возможности проведения электронномикроскопического исследования поверхности их тела и стенок кишечника.

Ошмарин (1959) и Гинецинская (1968) показали, что для трематод, содержащих яйца с развивающимся мирацидием, характерно интенсивное развитие матки, заполняющей собой большую часть тела, и редукция желточников так как питание эмбрионов все больше осуществляется за счет гликогена материнского организма. Мы полностью присоединяемся к этой точке зрения.

Северцов (1939) считает, что паразитический образ жизни в ходе эволюции приводит к общей дегенерации организма паразита, к редукции органов, несущих наиболее активные функции (в частности к редукции органов пищеварения), и, наоборот, к усиленному развитию органов размножения. Разбирая вопрос об основных путях и направлениях эволюционного процесса у трематод, Гинецинская (1968) на ряде примеров подтвердила правильность высказанных Северцовым взглядов. Сказанное нами относительно трематод летучих мышей также является наглядной иллюстрацией к ним.

Когда мы имеем давно установившиеся связи паразита с хозяином, естественно ожидать, что эти отношения будут стремиться к более или менее сбалансированному равновесию, при котором паразит путем различных адаптаций будет вызывать минимальную ответную реакцию со стороны хозяина, т. е. к тому, чтобы обеспечить себе возможность достижения большей интенсивности заражения без гибели или крайнего истощения хозяина.

Интенсивность заражения находится в зависимости от многих факторов и, видимо, находится в прямой связи с особенностями воздействия паразита на организм хозяина, а следовательно, и с особенностями питания паразита. При заражении летучих мышей плагиорхидами и плеурогенидами оказывается как механическое воздействие на стенки кишечника хозяина, так и высасывание его крови. При заражении лецитодендридами даже и механическое воздействие становится минимальным, так как эти сосальщики свободно помещаются в складках слизистой кишечника хозяина и почти не подвергаются выталкиванию пищевыми массами, а следова-

тельно, и прикрепительная функция их присосок заметно ослабляется. Можно ожидать, что ответная реакция хозяина на заражение этими группами паразитов будет различной. Действительно, средняя интенсивность заражения летучих мышей половозрелыми плагиорхидами не превышала 5—15 экз. (наибольшая интенсивность заражения молодыми плагиорхидами достигала один раз 86 экз.), плеурогенидами — 20—50 экз., лецитодендридами — 150—200 экз. (по материалам из 86 летучих мышей). В единичных случаях зараженность лецитодендридами достигала 1500—3000 экз. При такой интенсивности нужно было бы ожидать, что на организм хозяина будут оказывать сильное воздействие если не сами сосальщики, то продукты их выделения. Однако даже при высокой зараженности лецитодендридами, мы не наблюдали истощенных летучих мышей. Степень упитанности их определялась визуально, так как мы не имели данных, которые позволили бы вычислить соответствующий индекс.

Удаление экскрементов у летучих мышей начинается примерно через полтора часа после приема пищи. Часто испражняясь, они могут освобождать свой кишечник даже от бактерий (Кузякин, 1950; Мечников, 1956). Вполне вероятно, что и продукты выделения трематод, благодаря большой скорости пищеварения у летучих мышей, не успевают всасываться кишечником и в основном выводятся из организма хозяина вместе с экскрементами.

Рассматривая вопрос о хозяино-паразитных отношениях, Догель (1947, 1962) приходит к выводу, что эволюция паразитов находится в известной зависимости от эволюции их хозяев и может идти параллельно с ней. Видимо, эволюция паразитизма у лецитодендриид достигла такого уровня, когда паразит приносит минимальный вред хозяину и ответная реакция хозяина на паразита также становится минимальной. Можно даже предположить, что эти сосальщики являются своеобразными биологическими стимуляторами интенсивности питания летучих мышей. Для подтверждения или опровержения высказанных здесь предположений необходимо проведение специальных исследований.

Л и т е р а т у р а

- Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Изд. «Наука», Л.: 1—396.
 Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Учпедгиз, Л.: 1—363.
 Догель В. А. 1962. Общая паразитология. Изд. ЛГУ, Л.: 1—461.
 Кузякин А. П. 1950. Летучие мыши. М.: 1—437.
 Мечников И. И. 1956. Академическое собрание сочинений. М., 12: 1—312.
 Ошмарин П. Г. 1959. К изучению специфичной экологии гельминтов. ДВ фил. АН СССР, Владивосток: 1—110.
 Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—591.
 Уголев А. М. 1963. Пристеночное (контактное) пищеварение. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—170.
 Linstow O. von. 1884. Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der Eingeweidewürmer im Jahre 1884. Helminthol. Arch. Naturgesch., 50 (1): 125—145.

ON THE EVOLUTION OF TREMATODES FROM BATS

I. A. Khotenovsky

S U M M A R Y

The paper deals with problems of the evolution of feeding, morphology and peculiarities of host-parasite relationships between members of some families of trematodes, parasites of the intestine of bats.